云 南 植 物 研 究 2002，24（1）：64~67
Acta Botanica Yunnanica

# 沙地柏雌株与雄株的叶结构和功能比较*

何维明，张新时
（中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室，北京 100093；
北京师范大学资源科学研究所；环境演变与自然灾害教育部重点实验室，北京 100875）

# Comparison of Leaf Structure and Function between Female and Male Plants in *Sabina vulgaris*

HE Wei－Ming，ZHANG Xin－Shi
（*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology*，*Institute of Botany*，*Chinese Academy of Scices*，Beijing 100093，China；*Institute of Resources Science*，*Beijing Normal University*，*Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster*，*the Ministry of Education of China*，Beijing 100875，China）

**Key words**：*Sabina vulgaris*；Female and male plants；Leaf structure and function
**关键词**：沙地柏；雌株与雄株；叶片结构和功能
**中图分类号**：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700－(2002)01－0064－04

沙地柏（*Sabina vulgaris* Ant.）常雌雄异株，稀雌雄同株（中国植物志编委会，1978）。作为毛乌素沙地的一种天然常绿灌木，沙地柏以其对半干旱、养分贫瘠沙地环境的较强适应性吸引了许多研究者，研究内容涉及叶结构、气孔分布和导度、光合速率、蒸腾速率、水势、群落特征等。然而对沙地柏雌雄植株的叶结构和功能差异仍了解很少。性别分化有助于植株更好地发挥各种功能，与性别分化相伴随的便是植株结构和功能发生特化。综合分析结构与功能的关系有助于阐明格局、解释过程（Ricklefs 等，1996）。雌雄植株的结构和功能差异常常与雌雄植株的繁殖功能密切相关（Jones 等，1999）。本文通过分析沙地柏雌雄植株的结构、功能和繁殖特征，旨在揭示沙地柏雌雄植株的叶结构和功能差异的生态学意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究物种和地点

同何维明、张新时（2001）。

### 1.2 气体交换

分别选择5株具代表性的沙地柏雌雄植株作为调查植株，用LCA－4型光合仪从8：00~18：00每隔2 h测定一次植株的净光合速率（net photosynthetic rate，$P_n$）、蒸腾速率（transpiration，E）、气孔导度（stomatal conductance，$g_s$）、胞间$CO_2$浓度（substomatal $CO_2$ concentration，$C_i$）、大气$CO_2$浓度（atmospheric $CO_2$ concentration，$C_a$）和光合有效辐射（photosynthetically active radiation，PAR）。水分利用效率（water use effi-

* 基金项目：中国科学院资源与生态环境研究重大项目（KZ951－B1－108）资助
收稿日期：2000－11－15；2001－04－19 接受发表
作者简介：何维明（1970－）男，博士，主要从事植物生态学研究。

ciency, WUE) = $P_n/E$（Gibson, 1998），光能利用效率（light use efficiency, LUE） = $P_n$/PAR（Long 等，1993），$CO_2$ 利用效率（$CO_2$ use efficiency, CUE） = $P_n/Ci$。

### 1.3 水分特征

1998年7月22日，分别在雌、雄植株上摘取15片叶放入事先装有湿纱布的塑料袋中，立即带回室内用电子分析天平（精度为0.0001 g）称鲜重；随后将叶放入水中饱和24 h，翌日用电子分析天平称其饱和重；然后将叶放在室温下自然干燥，每24 h测定一次其重量，直至叶质量基本保持不变；最后放入85℃干燥箱烘至恒重。整个失水过程可产生失水量对时间的曲线。水分饱和亏缺（water saturated deficient, WSD） = （叶饱和重 - 叶鲜重）/（饱和叶重 - 叶干重）(Beadle 等，1993)，组织密度（tissue densi-ty, TD） = 叶干重/叶饱和重（Wright 等，1999），失水系数（coeffcient of water loss, k）为失水曲线的斜率，k值越大，叶保水力越差。

### 1.4 结构特征

1998年8月下旬，分别从测定过气体交换的雌雄植株上摘取10个小枝，带回室内取下鳞叶用游标卡尺（精度为0.01 mm）测定叶长度和叶宽，由经验方程 $A = (L*W)/264.34 + 0.026$（A为叶面积，$cm^2$），L为叶长度（mm），W为叶宽度（mm），$R^2 = 0.932$，$p < 0.05$）求得叶面积。将叶放入85℃干燥箱烘至恒重，用电子分析天平称干重。比叶面积（specific leaf area, SLA） = 叶面积/叶干重。

1998年9月上旬，分别从测定过气体交换的雌、雄植株上采集10～15个小枝，放入FAA固定液中。随后完成切片和显微观察，具体操作参见李正理（1996），用CARL ZEISS显微镜观测叶厚度、角质层厚度、叶肉细胞大小、表皮细胞大小和维管束大小。

### 1.5 繁殖特征

分别选择雌、雄植株各10株，从每个植株上剪取1～2个具花或果的小枝，将所采样枝带回室内分成繁殖部分和营养部分，然后放入85℃干燥箱烘至恒重。繁殖分配（reproductive allocation, RA） = 繁殖器官生物量/小枝生物量，繁殖比率（reproductive ratio, RR） = 繁殖器官数量/小枝生物量。

### 1.6 数据分析

采用T检验（T - test）(Excel 97) 分析雌性植株与雄性植株的叶结构、气体交换、水分特征和繁殖特征。

## 2 结果

### 2.1 叶结构

从表1可知：沙地柏雌株与雄株的比叶面积、角质层厚度和表皮细胞大小无显著差异，而两者的叶厚度、叶肉细胞大小和维管束大小存在显著差异。比叶面积随性别的变化格局指示，叶生物量利用效率不受性别影响。角质层厚度和表皮细胞的大小无差异表明，雌雄植株具有相近的非气孔蒸腾。叶厚度和维管束大小的差异表明，两者的抗旱性存在差异。

### 2.2 气体交换

雌雄植株间的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率、光能利用效率、$CO_2$ 利用效率和胞间 $CO_2$/大气 $CO_2$（Ci/Ca）比均存在显著差异（表2）。雌株的光合速率大于雄株，而蒸腾速率恰好相反。由此推知，雌株在白天的光合产物积累大于雄株，而前者在白天的水分丧失小于后者。水分利用效率、光能利用效率和 $CO_2$ 利用效率的差异则表明：雌株对3种资源的利用比雄株更加有效。雌株的气孔导度和 Ci/Ca 小于雄株，这暗示前者的生理抗旱能力大于后者。

### 2.3 水分特征和繁殖特征

除失水系数外，雌、雄植株叶组织密度和水分饱和亏缺都不受性别的影响（表3）。雌性植株叶失水系数显著大于雄性植株。这表明：雌株叶保水力小于雄株。此外，3个水分指标的差别反应还表明，不

同水分指标随性别变化的敏感性存在差异。

表1 雌株和雄株的叶结构比较（平均值±1标准误，n=9）

Table 1 Comparison of blade anatomy between female and male plants (means ± 1 SE, n = 9)

| 性别<br>Sex | 比叶面积<br>SLA ($cm^2.g^{-1}$) | 角质层厚度<br>CT (μm) | 表皮细胞大小<br>ECS (μm) | 叶厚度<br>BT (μm) | 叶肉细胞大小<br>MCS (μm) | 维管束大小<br>VBS (μm) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 雌株 Female plant | $54 \pm 2^a$ | $3.9 \pm 0.2^a$ | $13.5 \pm 1.0^a$ | $367 \pm 25^a$ | $23 \pm 2^b$ | $60 \pm 5^b$ |
| 雄株 Male plant | $56 \pm 3^a$ | $4.2 \pm 0.2^a$ | $15.5 \pm 1.5^a$ | $307 \pm 4^b$ | $33 \pm 2^a$ | $130 \pm 12^a$ |

注 Notes: SLA = specific leaf area, CT = cuticle thickness, BT = blade thickness, MCS = mesophyll cell size. 同列中相同字母表示差异不显著（$p = 0.05$）. The values sharing the same letter in the same column are not significantly different ($p = 0.05$).

表2 雌株和雄株的气体交换比较（平均值±1标准误，n=5）

Table 2 Comparison of gas exchange between female and male plants (means ± 1 SE, n = 5)

| 性别<br>Sex | 光合速率<br>$P_n$<br>($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) | 蒸腾速率<br>E<br>($mmol.m^{-2}.s^{-1}$) | 气孔导度<br>$g_s$<br>($mol.m^{-2}.s^{-1}$) | 水分利用效率<br>WUE<br>($mmol.mol^{-1}$) | 光能利用效率<br>LUE<br>($mmol.mol^{-1}$) | $CO_2$ 利用效率<br>CUE<br>($mmol.mol^{-1}$) | 胞间 $CO_2$/大气 $CO_2$<br>$C_i/C_a$<br>($mol.mol^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 雌株 Female plant | $6.4 \pm 0.2^a$ | $2.3 \pm 0.2^b$ | $0.09 \pm 0.01^b$ | $2.7 \pm 0.2^a$ | $3.2 \pm 0.1^a$ | $40.5 \pm 2^a$ | $0.52 \pm 0.03^b$ |
| 雄株 Male plant | $5.6 \pm 0.2^b$ | $3.6 \pm 0.3^a$ | $0.15 \pm 0.02^a$ | $1.9 \pm 0.2^b$ | $2.5 \pm 0.1^b$ | $31.5 \pm 2^b$ | $0.63 \pm 0.02^a$ |

相同字母表示差异不显著（$p = 0.05$）. The values sharing the same letter are not significantly different ($p = 0.05$).

沙地柏雌株的繁殖分配显著大于雄株，但前者的繁殖比率却显著小于后者（表4）。繁殖分配和繁殖比率在雌、雄植株间的差异表明：雌株的繁殖投资高于雄株，而前者的生物量利用效率低于后者。

## 3 讨论

本文结果表明：沙地柏雌株与雄株的结构、功能和繁殖特征存在明显差异，不同指标随性别变化的敏感性也存在差异（表1～4）。比如，所测的7个生理指标均受性别的显著影响，而仅有部分叶结构和水分指标受性别的显著影响。

表3 雌株和雄株的叶水分特征比较（平均值±1标准误，n=15）

Table 3 Comparison of hydraulic traits between female and male plants (means ± 1 SE, n = 15)

| 性别<br>Sex | 组织密度<br>Tissue density | 水分饱和和亏缺<br>Water saturated deficit | 失水系数<br>coefficient of water loss |
|---|---|---|---|
| 雌株 Female plant | $0.29 \pm 0.02^a$ | $0.32 \pm 0.01^a$ | $0.84 \pm 0.1^a$ |
| 雄株 Male plant | $0.28 \pm 0.01^a$ | $0.31 \pm 0.01^a$ | $0.72 \pm 0.1^b$ |

相同字母表示差异不显著（$p = 0.05$）. The values sharing the same letter are not significantly different ($p = 0.05$).

表4 雌株和雄株的繁殖分配和繁殖比率比较（平均值±1 SE，n=15）

Table 4 Comparison of both reproductive allocation (RA) and reproductive ratio (RR) between famale and male plants (means ± 1SE, n = 15)

| 性别 Sex | 繁殖分配 RA ($g.g^{-1}$) | 繁殖比率 RR ($No.g^{-1}$) |
|---|---|---|
| 雌株 Female plant | $0.61 \pm 0.04^a$ | $0.19 \pm 0.01^b$ |
| 雄株 Male plant | $0.24 \pm 0.03^b$ | $0.75 \pm 0.06^a$ |

相同字母表示差异不显著（$p = 0.05$）. The values sharing the same letter ane not significantly different ($p = 0.05$).

基于叶结构和气体交换（表1和2），雌性植株叶的抗旱性强于雄性植株；而就失水系数（表3）而言，雌性植株叶保水力小于雄性植株。原因可能是：(1) 在不同组织水平，叶性状表现存在差异；(2)

除叶结构和气体交换外，还可能存在其它抗旱机制，因此在叶整体水平所表现出的特征与在叶结构和气体交换方面所表现出的特征不一致。

气体交换受叶肉细胞大小和数量的影响。叶肉细胞随性别的变化表明：沙地柏在叶肉细胞大小和数量之间存在“权衡”(trade-off）策略，即叶肉细胞大小和数量的优化配置。尽管雌雄植株的生理特征存在差异，但由于这方面的研究仍很有限，因而对产生这些差异的机制仍不清楚（Jones等，1999)。

雌雄植株的叶结构和功能差异与雌雄植株的繁殖过程密切相关（Jones等，1999)。雌性植株的叶厚度显著大于雄性植株，而维管束大小恰好相反。这些差异从结构上赋予了雌性植株的抗旱性大于雄性植株。雌性植株的净光合速率显著大于雄性植株，有利于雌性个体积累更多的光合产物，以满足雌性植株较高繁殖消耗的需要（Jones等，1999；Davies，1998)。资源利用效率（包括光、$CO_2$ 和水）的显著提高，有助于雌性植株对资源的利用更充分。Ci/Ca 比值越小，叶的抗旱性越强，反之亦然（Saitoh等，1995)。雌性植株的 Ci/Ca 显著小于雄性植株，因此雌性植株叶的生理抗旱性显著大于雄性植株叶。沙地柏的种子生产持续时间很长，而种子质量和数量对环境波动都非常敏感（Sullivan等，1996)，这些结构和功能上的差异在一定程度上赋予了雌性植株具有更强的缓冲环境波动的能力，有助于雌性植株生产适合度较高的种子。

繁殖分配是适合度的重要组分，反映植物对自然环境的适应（Bazzaz等，1987；Sadras等，1997)。沙地柏雌性植株的繁殖分配显著大于雄性植株。这种现象在雌雄异株植物中普遍存在，并表明绝大多数植物的果实产生需要较高的消耗，可能具有重要的生态学和进化意义（Antos等，1999；Nicotra等，1999)。繁殖比率反映植株对直接繁殖消耗资源的利用效率。结果表明，沙地柏雄性植株对繁殖资源的利用效率高于雌性植株。繁殖分配和繁殖比率的差异指示，沙地柏雌雄植株可能具有不同的繁殖对策。

## 〔参　考　文　献〕

中国植物志编委会，1978. 中国植物志第7卷［M］. 北京：科学出版社，359—360

李正理，1996. 植物组织切片学［M］. 北京：北京大学出版社，1—28

姚洪林，魏成泰，廖茂彩，1992. 内蒙古毛乌素沙地开发整治研究中心概况. 见：王家祥，姚洪林，魏成泰. 毛乌素沙地开发整治研究中心研究论文［M］. 呼和浩特：内蒙古大学出版社，1—8

Antos JA, Allen GA, 1999. Patterns of reproductive effort in male and female shrubs of *Oemleria cerasiformis*: a 6-year study [J]. *J Ecol*, **87**: 77—84

Bazzaz FA, Chiarello NR, Coley PD, 1987. Allocating responses to reproduction and defense [J]. *Bioscience*, **37**: 58—67

Beadle CL, Ludlow MM, Honeysett J, 1993. Water relations. In: Hall EO, Scurlock JMO, Bolhar-Norderkampf HR (eds). Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A Field and Laboratory Manual [M]. London: Chapman & Hall, 113—128

Davies SJ, 1998. Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from borneo in relantion to life history [J]. *Ecology*, **79**: 699—708

Gibson AC, 1998. Photosynthetic organs of desert plants [J]. *Bioscience*, **48**: 911—920

He WM（何维明），Zhang XS（张新时），2001. Ecological significance of change of leaf form in *Sabina vulgaris* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**23** (4): 433—438

Jones MJ, Macdonald E, Henry GHR, 1999. Sex-and habitat-specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change [J]. *Oikos*, **87**: 129—138

Long SP, Baker NP, Raines CA, 1993. Analyzing the response of photosynthetic $CO_2$ assimilation to long-term elevation of atmospheric $CO_2$ concentration [J]. *Vegetatio*, **104/105**: 33—45

〔下转72页〕